



TITLE:

# 芦生研究林におけるシカ排除柵によるススキ群落の回復過程

AUTHOR(S):

石原, 正恵; 今西, 亜友美; 阪口, 翔太; 福澤, 加里部;  
向, 昌宏; 吉岡, 崇仁

---

CITATION:

石原, 正恵 ...[et al]. 芦生研究林におけるシカ排除柵によるススキ群落の回復過程. 森林研究 2012, 78: 39-56

ISSUE DATE:

2012-09-28

URL:

<http://hdl.handle.net/2433/193446>

RIGHT:

## 論文

## 芦生研究林におけるシカ排除柵によるススキ群落の回復過程

石原 正恵\*<sup>1</sup>・今西亜友美\*<sup>2</sup>・阪口 翔太\*\*・福澤加里部\*<sup>3</sup>・向 昌宏\*・吉岡 崇仁\*Recovery of plant community dominated by *Miscanthus sinensis* after deer enclosure in Ashiu Research ForestMasae IWAMOTO ISHIHARA\*<sup>1</sup>, Ayumi IMANISHI\*<sup>2</sup>, Shota SAKAGUCHI\*\*,Karibu FUKUZAWA\*<sup>3</sup>, Masahiro MUKAI\*, Takahito YOSHIOKA\*

近年、日本各地でシカの採食による草地の植生変化が生じている。芦生研究林長治谷作業小屋前の開地ではススキを主とする草本群落が見られたが、2007年以降シカの採食により衰退した。防鹿柵によるススキ群落の種多様性および現存量の回復過程を把握するため、柵設置1～3年後に柵内外で植生調査および刈り取り調査を行った。柵設置1年後から柵内は柵外に比べ種多様性が高く、機能形質を元に種を分類した機能群の多様性も高くなり、種組成にも明瞭な違いが見られた。調査地近辺で2003年に見られなくなったと報告されていた種を含む77種が柵内で見られた。群落高、植被率および現存量も2年後には一般的なススキ草地と同程度まで増加した。このようにススキ群落の多様性と現存量が早期に回復したのは、ススキ群落の衰退直後に柵を設置したためと考えられた。柵内では背丈の高いススキ、オカトラノオや小高木・低木種が優占し、一部の背丈の低い分枝型広葉草本は競争排除され、高木種の定着も見られなかったため、今後もしばらくはススキ群落が続き、多様性が低下すると予想された。柵外では不嗜好性のイグサと分枝型一年生広葉草本のトキンソウの被度が増加し、植生の単純化が進行した。

キーワード：ニホンジカ・ススキ・防鹿柵・植生回復・草地

Heavy grazing by Japanese sika deer (*Cervus nippon*) has caused alteration of grasslands in various places over Japan in recent years. Grassland community dominated by *Miscanthus sinensis* near Choji Valley Station, Ashiu Research Forest has disappeared since 2007 due to grazing by sika deer. To examine recovery process of grassland community by enclosure, we studied changes in diversity and biomass one to three years after fencing by vegetation census and harvest. Since one year after fencing, diversities of species and functional groups classified by functional traits were higher inside the enclosure than the outside, and species compositions were different clearly between inside and outside. Seventy seven species, including species that were reported to have disappeared since 2003 around the research site, were found inside the enclosure. Two years after fencing, vegetation height, cover, and biomass increased to the level of *M. sinensis* grasslands in Japan. The quick recovery of the grassland in terms of diversity and biomass may be due to early fencing just after the disappearance of *M. sinensis* grassland. Inside the enclosure, tall plants such as *M. sinensis*, *Lysimachia clethroides*, shrub and small trees species dominated resulting in the exclusion of some short branching forbs, and inhibition of tree recruitment. These results suggest that *M. sinensis* grassland will continue to dominate and that plant diversity will decrease. Plant community outside the enclosure shifted toward a simpler community dominated by an unpalatable species, *Juncus effusus* var. *decipiens* and a branching annual forb, *Centipeda minima*.

Key words: *Cervus nippon*, *Miscanthus sinensis*, enclosure, vegetation recovery, grassland

\* 京都大学フィールド科学教育研究センター

\*\* 京都大学大学院農学研究科

\* Field Science Education and Research Center, Kyoto University

\*\* Graduate School of Agriculture, Kyoto University

現在の所属：

<sup>1</sup> 北海道大学北方生物圏フィールド科学センター

<sup>2</sup> 京都大学大学院地球環境学

<sup>3</sup> 北海道大学北方生物圏フィールド科学センター北管理部

<sup>1</sup> Field Science Center for Northern Biosphere, Hokkaido University

<sup>2</sup> Graduate School of Global Environmental Studies, Kyoto University

<sup>3</sup> Northern Forestry Research and Development Office, Field Science Center for Northern Biosphere, Hokkaido University

## 1. はじめに

シカ類の個体数増加による植物群集の改変が世界各地で問題となっている。日本においてもニホンジカ *Cervus nippon* (以下シカ) による植物群集の多様性や構造の変化が各地の森林生態系で報告されている (Takatsuki, 2009)。植物群集の変化は動物相、昆虫相などの他の生物群へも影響し (須田・小金澤, 2002), 物質循環, 土壌侵食や斜面崩壊など生態系へ様々な影響を及ぼす (須田・小金澤, 2002; Bardgett and Wardle, 2003)。さらに近年は, 草地においてもシカの採食による植生衰退が生じていることが明らかになってきた (植生学会企画委員会, 2011)。管理方法の変化に伴い日本の草地面積は減少し (小路, 2003), 希少植物の生育地として重要度が高まっていることから (小柳ら, 2007), シカにより衰退した草地植生の復元が課題となってくるであろう。

防鹿柵の設置は, シカの採食が植物群落に与える影響を明らかにし, 植物群落を回復させるため, 有効な手段である (Rooney and Waller, 2003)。日本では森林において防鹿柵を用いた研究が行われてきた (例えば, Nomiya et al., 2003; Kumar, et al., 2006)。草地と森林では柵設置に対する草本群集の反応は異なると考えられる (石川・高柳, 2008)。草地での防鹿柵設置例は限られており (土井, 1989; Takatsuki and Ito, 2009), 植物群集の回復過程は明らかではない。

京都大学芦生研究林では, 2000 年代前半からシカによる森林下層植生の衰退が見られるようになった (Kato and Okuyama, 2004)。長治谷作業小屋前ではススキ *Miscanthus sinensis* が優占する草本群落で 2006 年秋まで成立していたが (図 1A, 1B), 2007 年に衰退し, 2008 年にススキの株が見られなくなった (図 1C)。芦生研究林は 2008 年 7 月に防鹿柵を設置し (図 1D), 著者らは設置翌年の 2009 年 6 月 (図 1E) から 2011 年 6 月まで植生調査を行なった。本研究の目的は, 防鹿柵の設置によるススキ草地の回復状況を植物の多様性および現存量の面から明らかにすることである。2007 年以前の状況を示す資料がないため, 他地域のススキ草地と比較し回復状況を検討した。

植物群集の衰退・回復過程を理解するうえで, 植物の機能形質に着目するのは有効である (Diaz et al., 2001; Cornelissen et al., 2003)。一般的に大型哺乳類による採食は多年草よりも一年草を, 背丈の高い種よりも低い種を, 直立型や叢生型の種よりも分枝型, 匍匐型やロゼット型の種を増加させ (Diaz et al., 2007), 被食に対する耐性や被食後の回復と機能形質には関係があることがわかってきている (Evju et al., 2009)。さらに機能形質に

基づく植物分類群 (機能群) の多様性は生態系機能の高さや安定性へも影響を及ぼす (Allan et al., 2011)。そこで本研究では機能群の多様性についても検討した。

## 2. 調査地と調査方法

### 2. 1. 調査地

京都大学フィールド科学教育研究センター芦生研究林の長治谷作業小屋前開地 (35°20'N, 135°45'E) にて行った。標高は 640 m である。調査地より約 100 m 離れた長治谷作業小屋での年平均気温は 11.5°C, 年平均降水量は 2821 mm, 年最大積雪深は 2 ~ 3 m である (安藤ら, 1989)。周囲はスギ *Cryptomeria japonica* やブナ *Fagus crenata* を主とする冷温帯針広混交林に囲まれている。

### 2. 2. 調査方法

調査地において約 20 m × 40 m の調査区を 2 個隣接して設置し, 片方にナイロンネット製の防鹿柵 (地上高約 2 m) を 2008 年 7 月に設置し (柵内区), もう一方を柵外区とした (図 2)。柵設置時の植物群集の種組成や現存量には, 柵内と柵外で顕著な差は見られなかった (筆者ら 観察)。毎年, 積雪による破損を防ぐために冬季から春先までネットを下げているが, 冬季と早春のシカによる採食量は小さい。柵外区ではシカ糞が見られシカによる採食が継続して生じていた。両区とも区画の約 1/3 にコナラ *Quercus serrata* が疎らに植栽されており, 林冠の開空度は大きかった (著者ら 観察)。

柵内区と柵外区に大方形区 (5 m × 5 m) を 3 つずつ設置した (図 2)。各大方形区のなかの 3 つの方形区 (1 m × 1 m) で植生調査を行った。さらに現存量を求めるため, 刈り取り区 (0.5 m × 1 m) を各大方形区に柵内区で 3 つずつ, 柵外区で 1 つずつ設け, 刈り取り調査を行った。

植生調査は, 方形区全体の植被率 (%), 群落高および出現した高等植物の被度 (%) を調べた。被度は目測で求め, 1% 未満のものは 1% として記録した。出現する植物種の季節性を考慮し, 調査は 2009 年 6 月 15 日, 8 月 12 日, 10 月 20 日, 2010 年 8 月 15 日, 10 月 4 日, 2011 年 6 月 12 日に行った。

刈り取り調査は 2010 年 10 月 4 日に行った。刈り取り区内に生えているすべての高等植物を地際で刈り取り, 種ごとに選別し, 70°C で 72 時間乾燥後, 重量を測定した。

植物の学名は, 佐竹ら (1981, 1982a, b, 1999a, b), 岩槻 (1992) に依った。種までの同定が困難であったものは属までの同定にとどめた (*Dioscorea*, *Microstgium*, *Symplocos*)。植物の形質として, 生活史型 life history



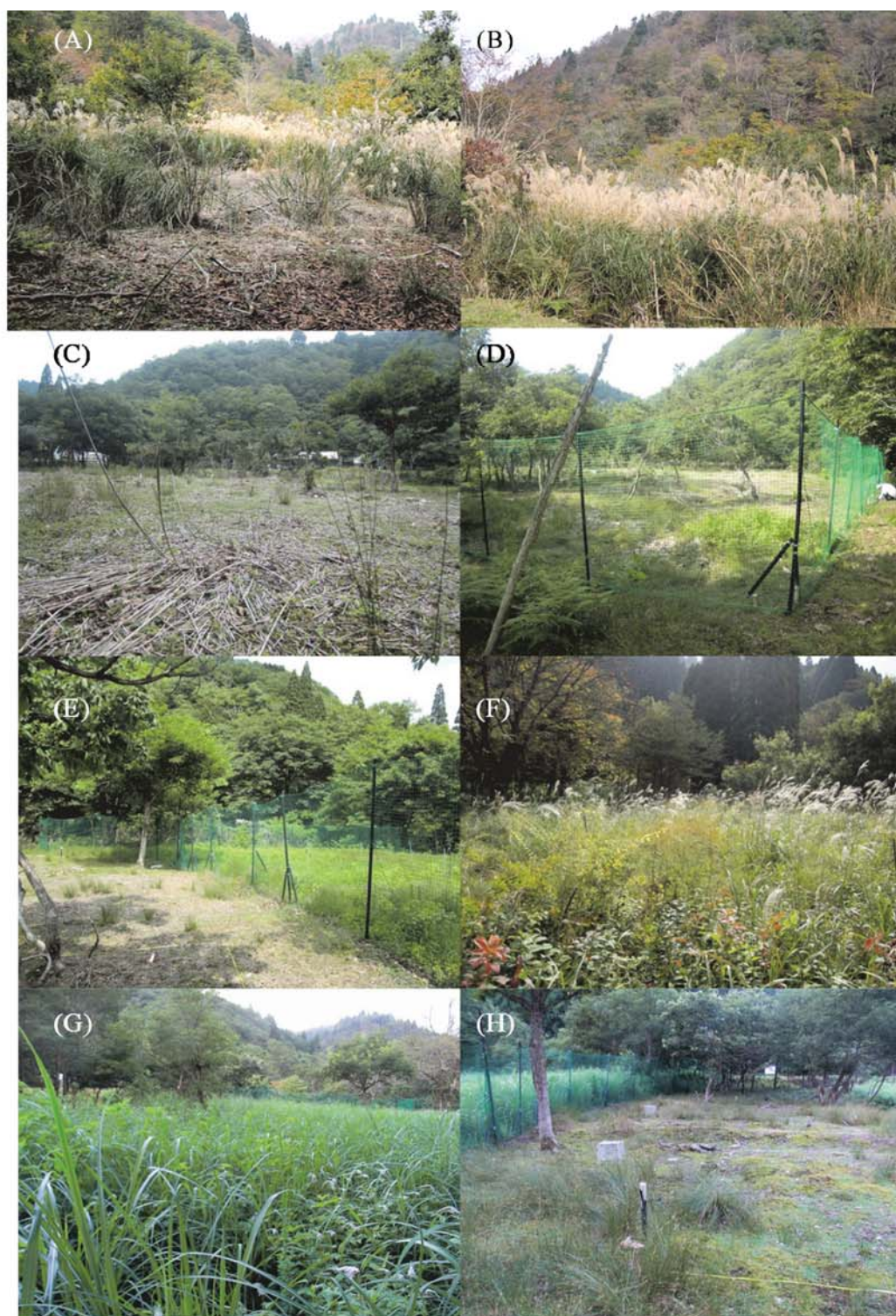


図1 芦生研究林長治谷作業小屋前の調査地における草本群落の変化。(A, B) 2006年11月1日における衰退前のススキ群落 (提供: 梶田学氏), (C, D) シカの採食によって改変された植生 (防鹿柵を設置した2008年7月10日) (提供: 芦生研究林), (E) 2009年6月15日における柵内外の草本群落, (F) 2009年10月20日における柵内のススキ群落, (G) 2010年7月18日における (A) と同位置から望む柵内のススキ群落, (H) 2010年7月18日における柵外の草本群落。

Fig. 1. Changes in grassland community at the study site in Chyoji valley, Ashiu Research Forest. (A, B) Grassland dominated by *Miscanthus sinensis* on 1, November, 2006 (photographs taken by Mr. Manabu Kajita), (C, D) altered plant community by grazing of sika deer on 10, July, 2008, the day when the enclosure was established (photographs taken by a staff of Ashiu Research Forest), (E) plant community outside and inside the enclosure on 15, June, 2009, (F) grassland dominated *M. sinensis* on 20, October, 2009 inside the enclosure, (G) grassland dominated *M. sinensis* inside the enclosure on 18, July, 2010 (photograph was taken at the same location as (A)), (H) plant community outside the enclosure on 18, July, 2010.

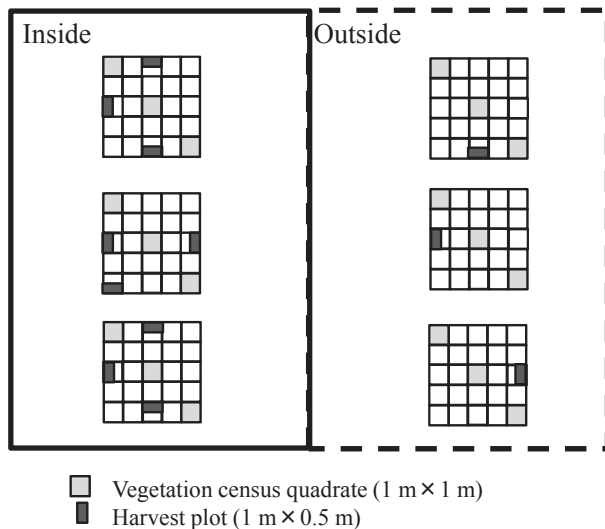


図2 調査区の概要。植生調査は柵内・柵外それぞれ9個の方形区で行なった。刈り取り調査は柵内で9ヶ所、柵外で3ヶ所で行なった。

Fig. 2. Layout of control and enclosure plot. Vegetation censuses were conducted at 9 quadrates in each treatment (inside and outside the enclosure). Harvest of above ground vegetation was conducted in 9 and 3 plots at inside and outside, respectively.

form (一年生 (越年草を含む), 多年生), 生育型 growth form (ロゼット, 匍匐, 分枝, 叢生, つる, 直立 (偽ロゼットを含む)), 生活型 life form (シダ, イネ科型草本, 広葉草本, マメ科植物, 低木, 高木, 木性ツル) を, 沼田・吉沢 (1975), 浅野・桑原 (1990), 浅野 (2005) によって求めた。

### 2. 3. 解析方法

植被率 (アークサイン変換) や群落高に対する柵の効果および柵設置からの経年変化を検討するため, 各季節において線形混合モデル (LMM) を用いた。R 2.11.1 (R Development Core Team, 2010) の lme4 パッケージの lmer 関数を用い, 柵の有無, 年およびこれらの交互作用を固定効果とし, 方形区を反復測定しているため方形区をランダム効果とした。これをフルモデルとして, 交互作用を含まないモデル, 柵の有無のみ含むモデル, 年のみ含むモデル, 固定効果を含まないモデルと比較し, 交互作用を含むフルモデルの AIC が最も小さかった場合, 柵の効果が年によって異なると考えられるため, 上記5つのモデルに加え, 柵内で経年変化がなく柵外で経年変化があるとするモデル, 柵内で経年変化があり柵外で経年変化がないとするモデルを比較し, 最も AIC の小さいモデルを選択した。以後, すべての解析に R 2.11.1 (R Development Core Team, 2010) を用いた。

草本群集の種組成は季節的に変化するため, 各種の被度について, 2009 年 6, 8, 10 月の被度の最大値を柵設

置 1 年後の被度, 2010 年 8, 10 月および 2011 年 6 月の被度の最大値を 2・3 年後の被度として, 種多様性に対する柵の効果と経年変化を解析した。

種多様性の指標として, 各方形区の種数, Shannon-Wiener の多様度指数  $H'$ , 均等度指数  $J'$  を以下の式で求めた。

$$H' = - \sum_{i=1}^S p_i \ln p_i$$

$$J' = H' / \ln S$$

$S$  は方形区の総種数,  $p_i$  は種  $i$  の被度を方形区に出現した全種の被度の合計値で割ったものである。

植物の回復と機能形質の関係をみるために, 3つの機能形質をもとに出現種を 11 個の機能群に分類した (Fukami et al., 2005)。生活史型, 生育型および生活型に基づき Ward 法を用いてクラスター解析を行い, クラスターあたりの種数および生物学的な妥当性に基づき 11 個のクラスターを機能群とした (表 1)。各機能群に属する種の被度の合計値を各年求め, 機能群の豊富さ,  $H'$ ,  $J'$  を求めた。

種数, 機能群数, 多様度指数, 均等度指数に対する柵の効果および経年変化を検討するため, LMM を用いた。柵の有無, 年およびこれらの交互作用を固定効果とし, 方形区をランダム効果とした。これをフルモデルとして, 交互作用を含まないモデル, 柵の有無のみ含むモデル, 年のみ含むモデル, 固定効果を含まないモデルと比較した。フルモデルの AIC が最も小さかった場合, 柵の効果が年によって異なると考えられるため, 上記5つのモデルに加え, 1 年後柵内, 1 年後柵外, 2・3 年後柵内, 2・3 年後柵外の 4 処理のうち, 2つの処理が同一として 3つのグループに分ける全 6 通りの組み合わせのモデル (例えば, 1 年後柵内外, 2・3 年後柵内, 2・3 年後柵外の 3 グループ), 3つの処理が同一として 2つのグループに分ける全 4 通りの組み合わせのモデル (例えば, 1 年後柵内, それ以外の 2 グループ), および 1 年後柵外と 2・3 年後柵内が同一, 1 年後柵内と 2・3 年後柵外とが同一として 2つのグループに分けるモデルを比較し, 最も AIC の小さいモデルを選択した。

種組成および機能群の組成に対する柵の効果および経年変化を評価するため, Hellinger 変換した各種の被度 (方形区の総被度に対する相対被度の平方根) を用いて主成分分析 (PCA) を行った (Legendre and Gallagher, 2001)。

各種の被度に対する柵の効果を評価するため, 各年に



表1 生活史型 (life history form)・生活型 (life form)・生育型 (growth form)に基づく機能群と、各機能群に属する種数、防鹿柵によって被度が増加 (positive) もしくは減少 (negative) した種数、および各機能群の平均被度。

Table 1. Functional group according to life history form, life form and growth form, the number of species in each group, the number of species that increased (positive) or decreased (negative) in the cover by fencing, and mean cover of each functional group.

Functional group	Life history form	Life form	Growth form	Number of species				Number of species responded to enclosure		Mean cover (%)			
				Inside only	Outside only	Shared	Total	Positive	Negative	Inside		Outside	
										1 y	2-3 y	1 y	2-3 y
1	Annual	Forb	Branching	1	2	5	8	1	2	30.2	7.9	14.8	32.7
2	Annual	Forb	Erect	0	1	1	2	1	0	1.6	0.4	0.4	0
3	Annual	Graminoid, legume	Stoloniferous, tussock, branching, liana	5	2	1	8	2	0	12.4	2.1	0	0.8
4	Perennial	Forb	Branching, rosette, liana	2	2	8	12	4	1	43.1	28.8	7.3	5.8
5	Perennial	Woody vine	Liana	3	1	2	6	1	1	4.6	3.2	0.2	1.0
6	Perennial	Graminoid	Tussock	4	2	8	14	3	4	107.8	80.6	22.0	39.7
7	Perennial	Forb, shrub, legume, graminoid, fern	Stoloniferous	4	1	2	7	4	0	24.8	12.6	4.9	1.6
8	Perennial	Forb	Erect	9	2	6	17	2	1	42.7	51.1	9.4	5.1
9	Perennial	Fern, legume	Erect	2	1	2	5	1	0	6.1	4.7	1.3	1.0
10	Perennial	Shrub	Erect	3	1	2	6	1	0	3.2	3.1	0.1	0.8
11	Perennial	Tree	Erect	3	6	4	13	0	2	11.3	14.4	1.8	2.6
Total				36	21	41	98	20	11				

柵内外の平均被度 (アークサイン変換) の差を  $t$  検定を用いて調べた。また各種の被度 (アークサイン変換) の経年変化を paired  $t$  検定を用いて調べた。調査年により調査者が異なるため、調査者間の誤差を考慮して、柵設置1年後もしくは2・3年後に平均被度が5%以上の種を対象に解析した。

柵内外の現存量の差を  $t$  検定を用いて調べた。

### 3. 結果

#### 3. 1. 植被率

6月と8月については防鹿柵設置1年後柵内、1年後柵外、2・3年後柵内、2・3年後柵外の植被率のいずれもが互いに異なるとするフルモデルが、10月については柵内外で植被率が異なり柵外のみ植被率の経年変化があるとするモデルが選択された (表2)。柵内の植被率は、柵設置1年後の6月から一貫して、柵外に比べ大きかった (図1E, 1F, 1G, 1H, 3A)。柵内の8月と10月の植被率は1年後から高かったのに対し、柵外の植被率はいずれの季節も柵設置からの時間とともに増加していた。2年後10月の植被率は柵内  $93 \pm 8\%$  (平均  $\pm$  標準偏差)、柵外  $49 \pm 28\%$  であった。

#### 3. 2. 群落高

6月の群落高についてはフルモデルが、8月と10月の

群落高については防鹿柵内外で異なり柵内のみ経年変化があるとするモデルが選択された (表2)。柵設置1年後の6月から一貫して、柵内の群落高は柵外に比べ高かった (図3B)。柵内の群落高はいずれの季節も柵設置1年後に比べ2・3年後は高かったのに対し、柵外の群落高は6月を除き経年変化が見られなかった。2年後10月の群落高は柵内で  $182 \pm 56$  cm (平均  $\pm$  標準偏差)、柵外  $39 \pm 11$  cm であった。

#### 3. 3. 種および機能群の多様性

全調査区で98種が見られ、総出現種数は柵内で77種、柵外で62種だった (表1, 3)。柵内のみ見られた種は36種で、柵外のみ見られた種は21種であった。長治谷近辺の林道沿いにおいて1986年に見られ2003年に見られなかったススキ、ヨモギ *Artemisia princeps*、クロバナヒキオコシ *Rabdosia trichocarpa*、イタドリ *Reynoutria japonica*、オカトラノオ *Lysimachia clethroides* (Kato and Okuyama, 2004) が柵設置1年後から柵内で見られた (ただしヨモギとイタドリは小西ら (2009) によって2003~2004年に芦生研究林で確認されている)。京都府のRDB (京都府企画環境部環境企画課, 2002) 掲載種のバライチゴ *Rubus illecebrosus* が柵内で見られた。

方形区の種数を柵内外で比較すると、1年後柵外が2・3年後柵外や柵内と異なるとするモデルが選択された (表4)。種数は柵設置1年後に柵内が柵外よりも多かつ

表2 (a) 植被率 (アークサイン変換) および (b) 群落高における線形混合モデルの結果。

<sup>1)</sup> I: 防鹿柵内; O: 柵外; 1: 柵設置1年後; 2-3: 柵設置2・3年後。柵の有無 (exclosure), 年 (year), 柵と年の交互作用 (exclosure × year) を含むフルモデルと, これら固定効果の一部のみを含むモデルに加え, 柵外のみ経年変化があるとするモデル [ (I1, I2-3), O1, O2-3], および柵内のみ経年変化があるとするモデル [I1, I2-3, (O1, O2-3) ] のうち AIC の小さかったモデルを示す。最も AIC 値が小さいモデルを選択した。ランダム項は示していない。

Table 2. Summary of linear mixed effect model (LMM) for (a) vegetation cover (arcsine transformed) and (b) height.

<sup>1)</sup> I: inside the exclosure; O: outside the exclosure; 1: 1 year after fencing; 2-3: 2-3 years after fencing. Full model with exclosure, year and the interaction between exclosure and year (exclosure × year) as fixed effects was compared to reduced models, the model assuming yearly change only outside the exclosure [ (I1, I2-3), O1, O2-3], and the model assuming yearly change only inside the exclosure [I1, I2-3, (O1, O2-3)]. For the latter two models, only the model with smaller AIC value is shown. The model with lowest AIC value was selected. Random effects are not shown.

Fixed effect of candidate model <sup>1)</sup>	Df	AIC
(a) Cover		
(i) June		
Exclosure + year + exclosure × year	6	-2.0
I1, I2-3, (O1, O2-3)	5	5.6
Exclosure	4	16.8
Exclosure + year	5	18.2
Year	4	47.2
(ii) August		
Exclosure + year + exclosure × year	6	-30.8
(I1, I2-3), O1, O2-3	5	-29.6
Exclosure + year	5	-16.3
Exclosure	4	-15.7
Year	4	30.4
(iii) October		
(I1, I2-3), O1, O2-3	5	2.5
Exclosure + year + exclosure × year	6	4.2
Exclosure + year	5	7.6
Exclosure	4	7.9
Year	4	36.2
(b) Height		
(i) June		
Exclosure + year + exclosure × year	6	293.9
I1, I2-3, (O1, O2-3)	5	294.8
Exclosure + year	5	296.3
Exclosure	4	308.7
Year	4	324.1
(ii) August		
I1, I2-3, (O1, O2-3)	5	335.0
Exclosure + year + exclosure × year	6	336.4
Exclosure + year	5	346.1
Exclosure	4	354.4
Year	4	367.2
(iii) October		
I1, I2-3, (O1, O2-3)	5	362.3
Exclosure + year + exclosure × year	6	363.2
Exclosure + year	5	370.8
Exclosure	4	379.8
Year	4	392.7

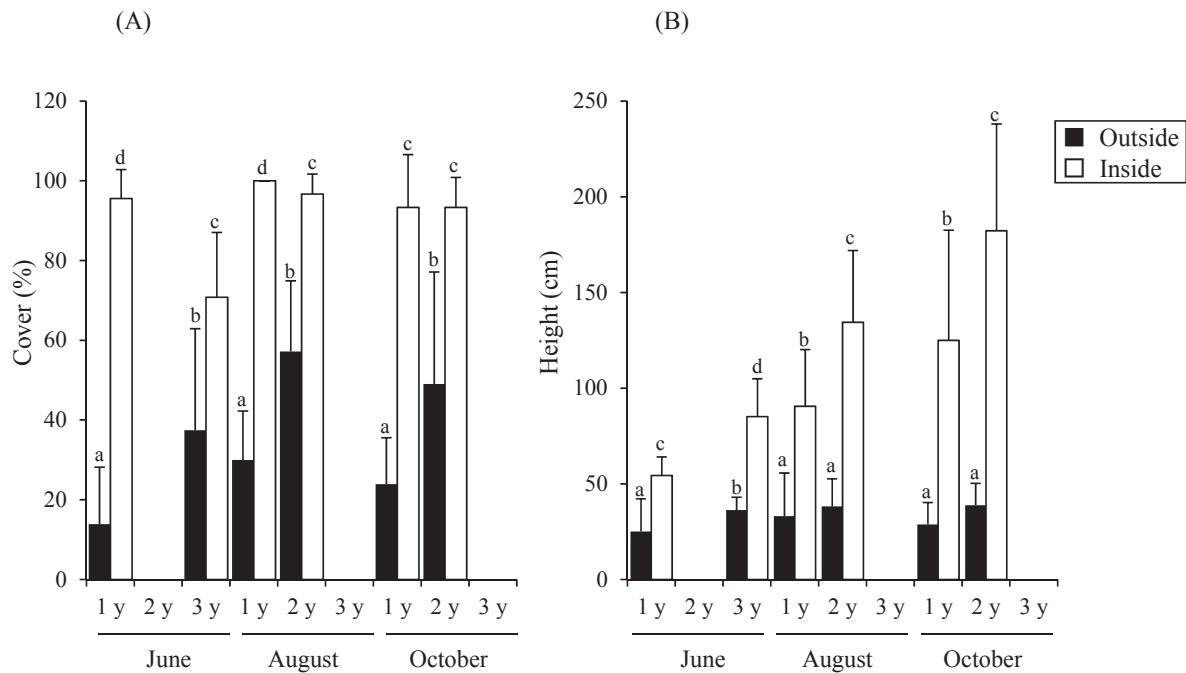


図3 柵内 (Inside) および柵外 (Outside) の (A) 植被率と (B) 群落高の経年変化。1 y: 柵設置 1 年後, 2 y: 2 年後, 3 y: 3 年後。a, b, c, d は線形混合モデル (表 2) に基づく同一季節内の柵内外および年間の違いを示す。エラーバーは標準偏差を示す。  
Fig. 3. Yearly changes in (A) vegetation cover and (B) height inside and outside the enclosure. 1 y: 1 year after fencing, 2 y: 2 years after, 3 y: 3 years after. Different letters indicate difference between years and treatments for each season based on linear mixed models (Table 2). Error bar indicate standard deviation.

たが, 2・3 年後には差が見られなくなった (図 4A, 1 年後柵外:  $17.8 \pm 2.9$  種・ $m^2$  (平均  $\pm$  標準偏差), 1 年後柵内:  $26.2 \pm 3.9$ , 2・3 年後柵外:  $24.7 \pm 3.8$ , 2・3 年後柵内:  $26.0 \pm 3.3$ )。均等度  $J$  については, 1 年後に柵内と柵外で差がなく, これらと 2・3 年後柵内および 2・3 年後柵外が互いに異なるとするモデルが選択された (表 4)。均等度  $J$  は 1 年後と比べ 2・3 年後に柵内外ともに低下し, 特に柵外で大きく低下した (図 4C)。多様度指数  $H'$  については, 同一年の柵内と柵外で異なり, 柵内外ともに経年変化があり, 1 年後柵外と 2・3 年後柵内とは差がないとするモデルが選択された (表 4)。多様度指数  $H'$  は両年とも柵内が柵外よりも高く, 1 年後に比べ 2・3 年後は柵内外ともに低下した (図 4B, 1 年後柵外:  $2.3 \pm 0.2$  (平均  $\pm$  標準偏差), 1 年後柵内:  $2.7 \pm 0.2$ , 2・3 年後柵外:  $1.9 \pm 0.3$ , 2・3 年後柵内:  $2.4 \pm 0.2$ )。

柵内外ともにすべての機能群が見られたが, 柵内のみ見られた種のうち直立型の多年生広葉草本 (機能群 8) が 9 種と最も多く, 柵外のみ見られた種のうち高木種 (機能群 11) の実生が 6 種と最も多かった (表 1)。

機能群の豊富さについては, 柵内外で差があり, 柵外のみで経年変化があるとするモデルが選ばれた (表 4)。機能群の多様度指数  $H'$  は, 同一年の柵内と柵外で異なり, 柵内外ともに経年変化があり, 1 年後柵外と 2・3

年後柵内とは差がないとするモデルが選択された。機能群の均等度  $J$  については, 1 年後の柵内と柵外で差がなく, これらと 2・3 年後柵内および 2・3 年後柵外が互いに異なるとするモデルが選択された。柵内が柵外よりも機能群の豊富さ, もしくは均等度が高かったため, 機能群の多様度指数  $H'$  は柵内が柵外よりも高かった (図 4D, 4E, 4F)。また 1 年後に比べ 2・3 年後は柵内外ともに機能群の多様度指数  $H'$  が低下した (図 4E)。

### 3. 4. 種および機能群の組成

柵内ではススキの被度が最も高く (1 年後:  $36.7 \pm 23.0$  % (平均  $\pm$  標準偏差), 2・3 年後:  $41.7 \pm 24.5$  %), 次いでオカトラノオ, ジュズスゲ *Carex ischnostachya*, ハシカグサ *Hedyotis lindleyana* var. *hirsuta*, スカボ *Agrostis clavata* subsp. *matsumurae*, ツボスミレ *Viola verecunda*, カタバミ *Oxalis corniculata*, タニウツギ *Weigela hortensis*, ドクダミ *Houttuynia cordata*, ミツバツチグリ *Potentilla freyniana* の被度が高かった (表 3)。柵外ではトキンソウ *Centipeda minima* もしくはイグサ *Juncus effusus* var. *decipiens* の被度が高かった。

種組成の主成分分析の結果, 第一主成分および第二主成分は方形区間の種組成の違いの 39.9% と 9.5% をそれぞれ説明した。柵内と柵外は年にかかわらず第一主成分



表3 柵内 (I) と柵外 (O) で記録された植物種リスト。

1) 生活史型, P: 多年生; A: 一年生。

2) 生活型, Fe: シダ; Fo: 広葉草本; G: イネ科型植物; S: 低木; T: 高木; WV: 藤本。

3) 生育型, B: 分枝; E: 直立; L: つる; R: ロゼット; S: 匍匐; T: 叢生。

4) 平均被度の経年変化, I: 柵設置1年後よりも2・3年後に増加; D: 柵設置1年後よりも2・3年後に減少。\*\*\*  $P < 0.001$ ; \*\*  $P < 0.01$ ; \*  $P < 0.05$ 。5) 柵内外の平均被度の違い, P: 柵内で柵外より増加; N: 柵内で柵外より減少。\*\*\*  $P < 0.001$ ; \*\*  $P < 0.01$ ; \*  $P < 0.05$ 。

Table 3. Plant species list inside (I) and outside (O) the enclosure.

1) P: perennial; A: annual.

2) Fe: fern; Fo: forb; G: graminoid; L: legume; S: shrub; T: tree; WV: woody vine.

3) B: branching; E: erect; L: liana; R: rosette; S: stoloniferous; T: tussock.

4) I: increased in 2-3 years after than 1 year after fencing; D: decreased in 2-3 years after than 1 year after fencing. \*\*\*  $P < 0.001$ ; \*\*  $P < 0.01$ ; \*  $P < 0.05$ 。5) P: positive effect of enclosure (increased inside the enclosure than outside); N: negative effect of enclosure (decreased inside the enclosure than outside). \*\*\*  $P < 0.001$ ; \*\*  $P < 0.01$ ; \*  $P < 0.05$ 。

Scientific name	Japanese name	Family	Life history <sup>1)</sup>	Life form <sup>2)</sup>	Growth form <sup>3)</sup>	Functional group	Mean cover				Frequency of occurrence						
							I			O	I vs. O <sup>5)</sup>		I	O			
							1 y	2-3 y	Year <sup>4)</sup>		1 y	2-3 y		1 y	2-3 y		
(a) Only inside the enclosure																	
<i>Lysimachia clethroides</i>	Okatoranoo	Primulaceae	P	Fo	E	8	15.2	29.7	I**	0	0	P***	P***	9	9	0	0
<i>Rubus parvifolius</i>	Nawasiroichigo	Rosaceae	P	S	S	7	3.0	3.8		0	0	P**	P**	5	6	0	0
<i>Paspalum thunbergii</i>	Suzumenohie	Poaceae	P	G	T	6	2.2	2.8		0	0			1	2	0	0
<i>Rabdosia trichocarpa</i>	Kurobanahikiokosi	Labiatae	P	Fo	E	8	2.2	1.1		0	0			2	1	0	0
<i>Arundinella hirta</i>	Todasiba	Poaceae	P	G	T	6	2.2	1.1		0	0			1	1	0	0
<i>Reynoutria japonica</i>	Itadori	Polygonaceae	P	Fo	E	8	2.2	0.9		0	0			1	1	0	0
<i>Clematis apiifolia</i>	Botanzuru	Ranunculaceae	P	WV	L	5	1.9	1.4		0	0		P*	4	4	0	0
<i>Festuca parvigluma</i>	Tobosigara	Poaceae	P	G	T	6	1.7	0.1		0	0			2	1	0	0
<i>Lonicera japonica</i>	Suikazura	Caprifoliaceae	P	WV	L	5	1.6	0.9		0	0			3	2	0	0
<i>Setaria glauca</i>	Kin-enokoro	Poaceae	A	G	T	3	1.3	0.2		0	0		P*	4	2	0	0
<i>Thalictrum minus</i> var. <i>hypoleucum</i>	Akikaramatsu	Ranunculaceae	P	Fo	E	8	1.1	1.4		0	0			1	2	0	0
<i>Patrinia villosa</i>	Otokoesi	Valerianaceae	P	Fo	E	8	1.1	0.8		0	0			2	2	0	0
<i>Ranunculus japonicus</i>	Umanoasigata	Ranunculaceae	P	Fo	E	8	0.9	0.6		0	0		P**	2	5	0	0
<i>Persicaria thunbergii</i>	Mizosoba	Polygonaceae	A	Fo	B	1	0.7	0.4		0	0			2	1	0	0
<i>Calamagrostis brachytricha</i>	Nogariyasu	Poaceae	P	G	T	6	0.6	0.6		0	0			1	1	0	0
<i>Smilax riparia</i> var. <i>ussuriensis</i>	Siode	Liliaceae	P	Fo	L	4	0.6	0.4		0	0			1	1	0	0
<i>Mazus miquelii</i>	Sagigoke	Scrophulariaceae	P	Fo	S	7	0.6	0		0	0			1	0	0	0
<i>Trifolium repens</i>	Sirotsumekusa	Leguminosae	P	L	S	7	0.6	0		0	0			1	0	0	0
<i>Artemisia princeps</i>	Yomogi	Compositae	P	Fo	E	8	0.4	0.4		0	0			2	2	0	0
<i>Cirsium japonicum</i>	Noazami	Compositae	P	Fo	E	8	0.3	0.6		0	0			1	2	0	0
<i>Rubus illecebrosus</i>	Baraichigo	Rosaceae	P	S	E	10	0.3	0.4		0	0			1	2	0	0
<i>Hydrangea paniculata</i>	Noriutsugi	Saxifragaceae	P	S	E	10	0.3	0		0	0			2	0	0	0
<i>Arthraxon hispidus</i>	Kobunagusa	Poaceae	A	G	B	3	0.2	0.3		0	0			2	1	0	0
<i>Symplocos</i> sp.	Symplocos	Symplocaceae	P	S	E	10	0.2	0.2		0	0			1	1	0	0
<i>Equisetum arvense</i>	Sugina	Equisetaceae	P	Fe	E	9	0.2	0		0	0			2	0	0	0
<i>Celastrus orbiculatus</i> var. <i>orbiculatus</i>	Tsuruumemodoki	Celastraceae	P	WV	L	5	0.2	0		0	0			2	0	0	0
<i>Amphicarpha bracteata</i> subsp. <i>edgeworthii</i> var. <i>japonica</i>	Yabumame	Leguminosae	A	L	L	3	0.2	0		0	0			1	0	0	0

Scientific name	Japanese name	Family	Life history <sup>1)</sup>	Life form <sup>2)</sup>	Growth form <sup>3)</sup>	Functional group	Mean cover					Frequency of occurrence				
							I					I vs. O <sup>5)</sup>				
							1 y	2-3 y	Year <sup>4)</sup>	O	1 y	2-3 y	1 y	2-3 y	1 y	2-3 y
<i>Hydrocotyle sibthorpioides</i>	Chidomegusa	Umbelliferae	P	Fo	S	7	0.1	0.4		0	0	P*	1	4	0	0
<i>Mallotus japonicus</i>	Akamegasiwa	Euphorbiaceae	P	T	E	11	0.1	0.2		0	0		1	1	0	0
<i>Setaria viridis</i>	Enokorogusa	Poaceae	A	G	T	3	0.1	0		0	0		1	0	0	0
<i>Desmodium podocarpum</i> subsp. <i>oxyphyllum</i>	Nusubitothagi	Leguminosae	P	L	E	9	0	0.3		0	0		0	1	0	0
<i>Panicum bisulcatum</i>	Nukakibi	Poaceae	A	G	B	3	0	0.2		0	0		0	2	0	0
<i>Viola grypoceras</i> var. <i>grypoceras</i>	Tachitsubosumire	Violaceae	P	Fo	B	4	0	0.2		0	0		0	1	0	0
<i>Ilex crenata</i>	Intutsuge	Aquifoliaceae	P	T	E	11	0	0.1		0	0		0	1	0	0
<i>Agrimonia pilosa</i> var. <i>japonica</i>	Kinnimizuhiki	Rosaceae	P	Fo	E	8	0	0.1		0	0		0	1	0	0
<i>Euonymus oxyphyllus</i>	Tsuribana	Celastraceae	P	T	E	11	0	0.1		0	0		0	1	0	0
(b) Both inside and outside																
<i>Miscanthus sinensis</i>	Susuki	Poaceae	P	G	T	6	36.7	41.7 I*		0.6	0.6	P***	P***	9	9	1 4
<i>Carex ischnostachya</i>	Zyuzusuge	Cyperaceae	P	G	T	6	29.4	25.6		0	0.3	P***	P***	9	8	0 3
<i>Hedyotis lindleyana</i> var. <i>hirsuta</i>	Hasikagusa	Rubiaceae	A	Fo	B	1	26.1	6.9 D**		4.3	1.4	P***	P**	9	9	7 9
<i>Agrostis clavata</i> subsp. <i>matsumurae</i>	Nukabo	Poaceae	P	G	T	6	22.2	0.6 D*		5.4	1.9	N**		7	5	9 9
<i>Viola verecunda</i>	Tsubosumire	Violaceae	P	Fo	B	4	17.2	10.4		2.3	1.1	P**	P**	9	9	9 9
<i>Oxalis corniculata</i>	Katabami	Oxalidaceae	P	Fo	S	7	14.4	7.8		2.2	1.6	P*	P**	8	9	9 9
<i>Weigela hortensis</i>	Taniutsugi	Caprifoliaceae	P	T	E	11	11.1	13.2		1.6	0.9			4	5	9 8
<i>Houttynia cordata</i>	Dokudami	Saururaceae	P	Fo	E	8	11.1	12.8		5.1	2.2			7	7	6 6
<i>Microstegium</i> spp.	Microstegium	Poaceae	A	G	S	3	10.6	1.3		0	0.3	P*	P**	4	8	0 3
<i>Galium trachyspermum</i>	Yotsubamugura	Rubiaceae	P	Fo	B	4	6.9	1.7 D*		0.3	0.2	P***	P**	8	7	3 2
<i>Juncus effusus</i> var. <i>decipiens</i>	Igusa	Juncaceae	P	G	T	6	6.8	4.3	15.3 33.9 I***			N***		7	7	8 9
<i>Lysimachia japonica</i>	Konasubi	Primulaceae	P	Fo	B	4	6.6	0 D**		1.9	1.0	P**	N***	9	0	8 9
<i>Potentilla freyniana</i>	Mitsubatsuchiguri	Rosaceae	P	Fo	B	4	6.3	12.1		2.0	1.3	P*	P**	8	8	9 8
<i>Isachne globosa</i>	Chigozasa	Poaceae	P	G	S	7	6.1	0.6		0.4	0			4	5	4 0
<i>Thelypteris palustris</i>	Himesida	Thelypteridaceae	P	Fe	E	9	5.8	4.1		1.0	0.3	P***	P**	9	9	8 3
<i>Hypericum erectum</i>	Otogirisou	Guttiferae	P	Fo	E	8	4.4	0.9		1.1	0.8			4	4	6 7
<i>Viola hondoensis</i>	Aoisumire	Violaceae	P	Fo	B	4	3.3	1.4		0	0.1	P**	P**	5	7	0 1
<i>Juncus tenuis</i>	Kusai	Juncaceae	P	G	T	6	2.9	0.2		0.4	0.3			4	2	4 3
<i>Carex breviculmis</i>	Aosuge	Cyperaceae	P	G	T	6	2.3	0.3		0	0.2	P*		4	3	0 2
<i>Deutzia crenata</i>	Utsugi	Saxifragaceae	P	S	E	10	2.1	1.7		0	0.6	P**		5	5	0 5
<i>Clinopodium micranthum</i>	Intutobana	Labiatae	P	Fo	B	4	1.9	1.1		0	0.3			3	5	0 3
<i>Commelina communis</i>	Tsuyukusa	Commelinaceae	A	Fo	B	1	1.9	0.6		0.3	0.4			3	4	3 4
<i>Persicaria longiseta</i>	Inutade	Polygonaceae	A	Fo	E	2	1.6	0.4		0.3	0	P*		6	4	3 0
<i>Pinellia ternata</i>	Karasubisiyaku	Araceae	P	Fo	E	8	1.2	0.1		0.9	0.6	N*		5	1	3 5
<i>Kalimeris pinnatifida</i>	Yuugagiku	Compositae	P	Fo	E	8	1.1	0.9		0	0.1			1	2	0 1
<i>Rumex acetosa</i>	Suba	Polygonaceae	P	Fo	E	8	1.1	0.8		1.4	0.9			6	7	7 8
<i>Cerastium holsteoides</i> var. <i>hallsianense</i>	Miminagusa	Caryophyllaceae	A	Fo	B	1	1.1	0		1.0	0.3			4	0	7 3
<i>Akebia quinata</i>	Akebi	Lardizabalaceae	P	WV	L	5	0.9	0.8		0.2	0			3	3	2 0
<i>Carex japonica</i>	Higokusa	Cyperaceae	P	G	T	6	0.6	3.1		0	0.1			2	3	0 1

Scientific name	Japanese name	Family	Life history <sup>1)</sup>	Life form <sup>2)</sup>	Growth form <sup>3)</sup>	Functional group	Mean cover					Frequency of occurrence				
							I					I vs. O <sup>5)</sup>				
							1 y	2-3 y	Year <sup>4)</sup>	O	1 y	2-3 y	1 y	2-3 y	1 y	O
<i>Dioscorea</i> sp.	Dioscorea	Dioscoreaceae	P	Fo	L	4	0.3	1.1		0.8	0.6		3	3	6	4
<i>Rosa multiflora</i>	Noibara	Rosaceae	P	S	E	10	0.2	0.8		0.1	0.1		1	1	1	1
<i>Cyperus brevifolius</i> var. <i>leptolepis</i>	Himekugu	Cyperaceae	P	G	T	6	0.2	0.2		0.1	1.3	N***	1	2	1	9
<i>Stellaria alsine</i> var. <i>undulata</i>	Nominohusuma	Caryophyllaceae	A	Fo	B	1	0.2	0		1.8	0.9	N*	1	0	5	7
<i>Sagina japonica</i>	Tsumekusa	Caryophyllaceae	A	Fo	B	1	0.2	0		0.1	0		1	0	1	0
<i>Athyrium deltoideifrons</i>	Satomesida	Woodsiaceae	P	Fe	E	9	0.1	0.2		0.3	0.6		1	1	2	5
<i>Ulmus parvifolia</i>	Akinire	Ulmaceae	P	T	E	11	0.1	0.2		0.2	0.1		1	2	2	1
<i>Geranium nepalense</i> subsp. <i>thunbergii</i>	Gennosiyouko	Geraniaceae	P	Fo	E	8	0.1	0.1		0.9	0.3		1	1	4	3
<i>Euonymus sieboldianus</i>	Mayumi	Celastraceae	P	T	E	11	0	0.3		0	0.1		0	3	0	1
<i>Scilla scilloides</i>	Tsurubo	Liliaceae	P	Fo	R	4	0	0.2		0	0.8	N*	0	2	0	7
<i>Carpinus tschonoskii</i>	Inuside	Betulaceae	P	T	E	11	0	0.2		0	0.1		0	2	0	1
<i>Hydrangea petiolaris</i>	Tsuruazisai	Saxifragaceae	P	WV	L	5	0	0.1		0	0.7	N*	0	1	0	5
(c) Only outside the exclosure																
<i>Centipeda minima</i>	Tokinsou	Compositae	A	Fo	B	1	0	0		7.0	29.6 I*	N***	0	0	9	9
<i>Lycopodium clavatum</i>	Hikagenokazura	Lycopodiaceae	P	Fe	S	7	0	0		2.2	0		0	0	1	0
<i>Mazus pumilus</i>	Tokiwhaze	Scrophulariaceae	A	Fo	B	1	0	0		0.2	0		0	0	1	0
<i>Luzula multiflora</i>	Yamasuzumenohie	Juncaceae	P	G	T	6	0	0		0.1	0.8	N***	0	0	1	7
<i>Cardamine flexuosa</i> var. <i>flexuosa</i>	Tanetsukebana	Cruciferae	A	Fo	E	2	0	0		0.1	0		0	0	1	0
<i>Acer rufinerve</i>	Urihadakaede	Aceraceae	P	T	E	11	0	0		0	0.4	N*	0	0	0	4
<i>Betula grossa</i>	Mizume	Betulaceae	P	T	E	11	0	0		0	0.4	N*	0	0	0	4
<i>Schizophragma hydrangeoides</i>	Iwagarami	Saxifragaceae	P	WV	L	5	0	0		0	0.3		0	0	0	3
<i>Eriocaulon hondoense</i>	Nipponinunohige	Eriocaulaceae	A	G	T	3	0	0		0	0.3		0	0	0	3
<i>Hypericum pseudopetiolatum</i>	Sawaotogiri	Guttiferae	P	Fo	B	4	0	0		0	0.2		0	0	0	2
<i>Carex dolichostachya</i> var. <i>glaberrima</i>	Miyamakansuge	Cyperaceae	P	G	T	6	0	0		0	0.2		0	0	0	2
<i>Carpinus laxiflora</i>	Akaside	Betulaceae	P	T	E	11	0	0		0	0.1		0	0	0	1
<i>Hypolepis punctata</i>	Iwahimewarabi	Dennstaedtiaceae	P	Fe	E	9	0	0		0	0.1		0	0	0	1
<i>Syrax japonica</i>	Egonoki	Styracaceae	P	T	E	11	0	0		0	0.1		0	0	0	1
<i>Plantago asiatica</i>	Oobako	Plantaginaceae	P	Fo	R	4	0	0		0	0.1		0	0	0	1
<i>Peracarpa carnososa</i> var. <i>circaeoides</i>	Tanigikyou	Campanulaceae	P	Fo	E	8	0	0		0	0.1		0	0	0	1
<i>Digitaria ciliaris</i>	Mehisiba	Poaceae	A	G	S	3	0	0		0	0.1		0	0	0	1
<i>Hydrangea serrata</i> var. <i>serrata</i>	Yamaazisai	Saxifragaceae	P	S	E	10	0	0		0	0.1		0	0	0	1
<i>Tricyrtis affinis</i>	Yamazinohotogisu	Liliaceae	P	Fo	E	8	0	0		0	0.1		0	0	0	1
<i>Acer amoenum</i> var. <i>matsumurae</i>	Yamamomiji	Aceraceae	P	T	E	11	0	0		0	0.1		0	0	0	1
<i>Clethra barbinervis</i>	Ryoubu	Clethraceae	P	T	E	11	0	0		0	0.1		0	0	0	1



表 4 (a) 種の多様性および (b) 機能群の多様性における線形混合モデルの結果。

<sup>1)</sup> I: 防鹿柵内, O: 柵外, 1: 柵設置 1 年後, 2-3: 柵設置 2・3 年後。柵の有無 (exclosure), 年 (year), 柵と年の交互作用 (exclosure × year) を含むフルモデルと, これら固定効果の一部のみを含むモデルに加え, 4 処理 (I1, O1, I2-3, O2-3) のうち 2 つもしくは 3 つの処理の効果が同一とする 11 通りのモデル中でフルモデルよりも AIC が小さかったモデルを示す。例えば, O1, (O2-3, I1, I2-3) は O1 の効果が他の 3 処理の効果と異なるというモデルを表す。最も AIC 値が小さいモデルを選択した。ランダム項は示していない。

Table 4. Summary of linear mixed effect model (LMM) for (a) species diversity and (b) functional group diversity.

<sup>1)</sup> I: inside the exclosure, O: outside the exclosure, 1: 1 year after fencing, 2-3: 2-3 years after fencing. Full model with exclosure, year and the interaction between exclosure and year (exclosure × year) was compared to reduced models and 11 different models assuming either 2 or 3 out of 4 treatments (I1, O1, I2-3, O2-3) having the same effects on diversity. For the latter 11 models, only models with smaller AIC value than the full model are shown. For example, O1, (O2-3, I1, I2-3) is the model assuming that the effect of treatment O1 on diversity is different from other three treatments. The model with lowest AIC value was selected. Random effects are not shown.

Fixed effect of candidate model <sup>1)</sup>	Df	AIC
(a) Species diversity		
(i) Richness		
O1, (O2-3, I1, I2-3)	4	194.2
(I1, I2-3), O1, O2-3	5	195.2
Exclosure + year + exclosure × year	6	197.1
Exclosure + year	5	206.6
Exclosure	4	211.3
Year	4	215.6
(ii) Shannon-Wiener's <i>H'</i>		
I1, (I2-3, O1), O2-3	5	0.4
Exclosure + year + exclosure × year	6	1.4
Exclosure + year	5	1.8
Year	4	17.0
Exclosure	4	19.9
(iii) Evenness <i>J</i>		
(I1, O1), I2-3, O2-3	5	-98.9
Exclosure + year + exclosure × year	6	-97.2
Exclosure + year	5	-84.9
Year	4	-73.9
Exclosure	4	-55.3
(b) Functional group diversity		
(i) Richness		
(I1, I2-3), O1, O2-3	5	97.1
Exclosure + year + exclosure × year	6	98.9
Exclosure + year	5	106.8
Exclosure	4	109.5
Year	4	116.7
(ii) Shannon-Wiener's <i>H'</i>		
I1, (I2-3, O1), O2-3	5	-17.7
Exclosure + year + exclosure × year	6	-16.2
Exclosure + year	5	-15.7
Year	4	-8.2
Exclosure	4	-4.1
(iii) Evenness <i>J</i>		
(I1, O1), I2-3, O2-3	5	-79.6
Exclosure + year + exclosure × year	6	-77.6
Exclosure + year	5	-70.3
Year	4	-69.0
Exclosure	4	-55.7

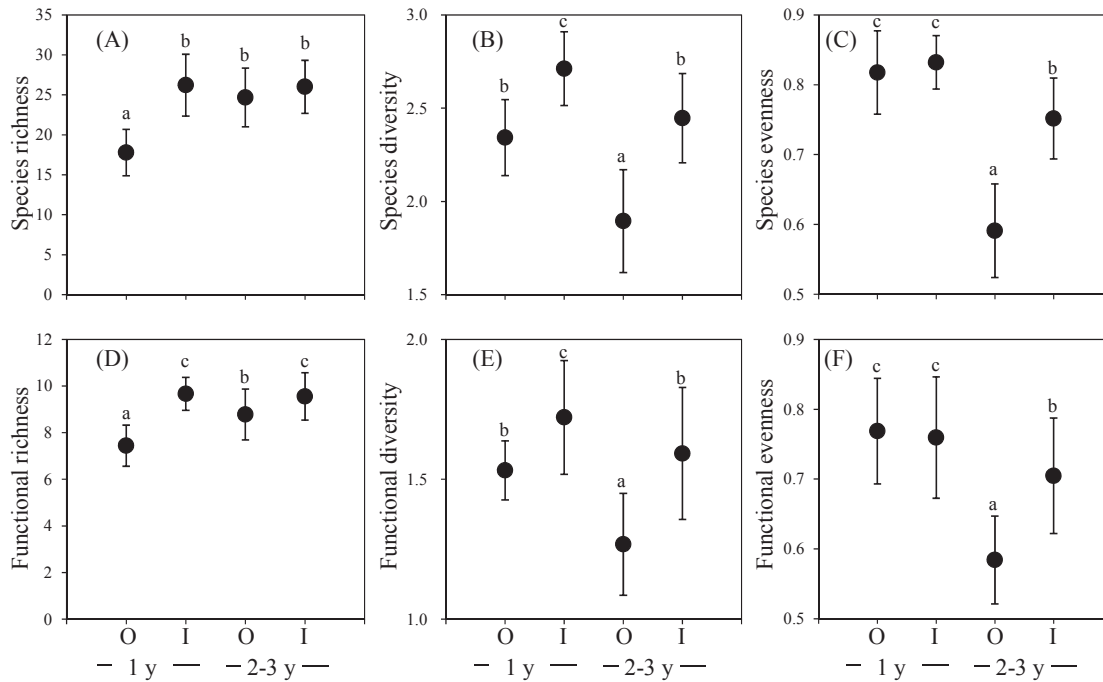


図4 柵内 (I) および柵外 (O) における柵設置1年後 (1 y) および2・3年後 (2-3 y) の多様性の違い。(A) 種数, (B) Shannon-Wienerの多様度指数  $H'$ , (C) 均等度指数  $J$ , (D) 機能群の豊富さ, (E) 機能群の Shannon-Wiener の多様度指数  $H'$ , (F) 機能群の均等度指数  $J$ 。a, b, c, d は線形混合モデル (表4) に基づく柵内外および年間の違いを示す。エラーバーは標準偏差を示す。  
Fig. 4. Difference in diversity between inside (I) and outside (O) the enclosure 1 year (1 y) and 2 to 3 years (2-3 y) after fencing. (A) Species richness, (B) Shannon-Wiener's diversity index  $H'$ , (C) evenness  $J$ , (D) richness in functional groups, (E) Shannon-Wiener's diversity index  $H'$  for functional groups, (F) evenness  $J$  for functional groups. Different letters indicate difference between years and treatments based on linear mixed models (Table 4). Error bar indicate standard deviation.

軸によって明瞭に分かれた。第一主成分軸はススキ、オカトラノオ、ジュズスゲの相対的被度と正の相関があり、トキンソウもしくはイグサの被度と負の相関があったため、柵内はススキ、オカトラノオ、ジュズスゲの相対的被度が高く、柵外はトキンソウもしくはイグサの被度が高いことで特徴づけられた (図5A)。2・3年後は1年後よりも第一主成分得点が柵内では1個の方形区を除いて増加し、柵外では減少し、柵内外の種組成の違いが拡大した。

機能群組成の主成分分析の結果、第一主成分および第二主成分は方形区間の機能群組成の違いの42.0%と20.0%をそれぞれ説明した。1年後は柵内が柵外に比べて第一主成分得点が高い傾向があり、2・3年後は柵内と柵外は第一主成分によって分かれ、機能群組成の違いが拡大した (図5B)。第一主成分軸は分枝型一年生広葉草本 (機能群1) の相対的被度と高い負の相関が、直立型多年生広葉草本 (機能群8) と高い正の相関があったことから、柵外は分枝型一年生広葉草本の相対的被度が高く、柵内は直立型多年生広葉草本の相対的被度が高いことで特徴づけられた。

### 3. 5. 防鹿柵の各種の被度への効果

柵の設置は20種の被度に正の効果があり、これらは高木種を除くすべての機能群のいずれかに属していた (表1, 3): オカトラノオ, ナワシロイチゴ *Rubus parvifolius*, ボタンヅル *Clematis apiifolia*, キンエノコロ *Setaria glauca*, ウマノアシガタ *Ranunculus japonicus*, チドメグサ *Hydrocotyle sibthorpioides*, ススキ, ジュズスゲ, ハシカグサ, ツボスミレ, カタバミ, *Microstegium* spp., ヨツバムグラ *Galium trachyspermum*, ミツバツチグサ, チゴザサ *Isachne globosa*, ヒメシダ *Thelypteris palustris*, アオイスミレ *Viola hondoensis*, アオスゲ *Carex breviculmis*, ウツギ *Deutzia crenata*, イスタデ *Persicaria longiseta*。一方, 11種の被度には負の効果があった: 叢生型多年生イネ科草本のスカボ, イグサ, ヒメクグ *Cyperus brevifolius* var. *leiolepis* やヤマスズメノヒエ *Luzula multiflora*, 分枝型一年生広葉草本のノミノフスマ *Stellaria alsine* var. *undulata* やトキンソウ, ロゼット型多年生広葉草本のツルボ *Scilla scilloides*, つる型木本種のツルアジサイ *Hydrangea petiolaris*, 直立型多年生広葉草本のカラスビシャク *Pinellia ternata*, 高木種のウリハダカエデ *Acer rufinerve* やミズメ *Betula grossa*。このうちスカボとイグ

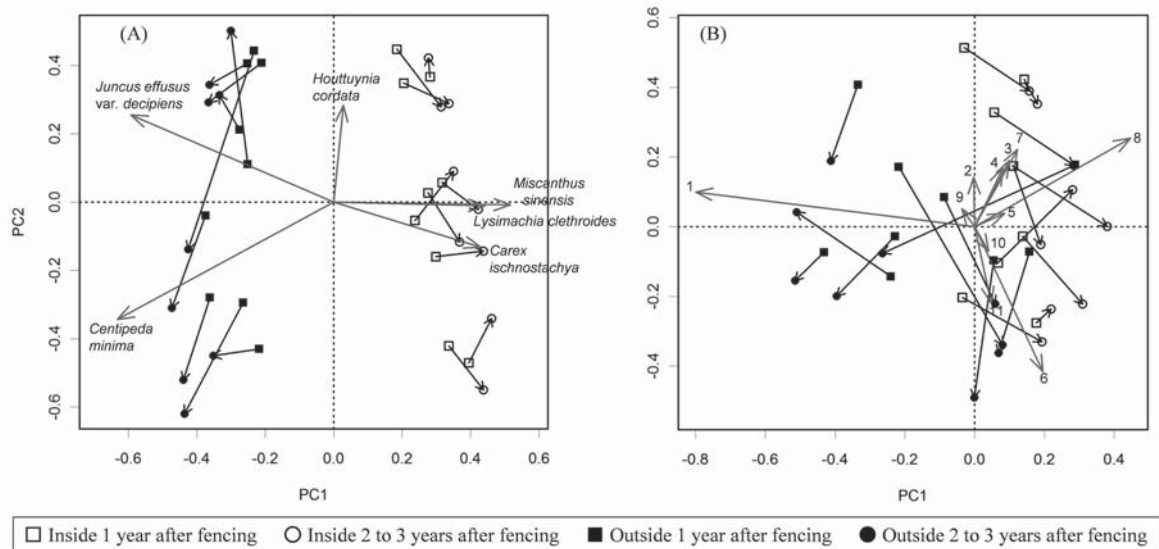


図5 柵内と柵外の (A) 種組成および (B) 機能群組成に対する主成分分析のバイプロット。(A) では第一および第二主成分軸への寄与が大きかった上位6種のみ表示している。(B) の矢印の横の数字は機能群を示す (表1 参照)。

Fig. 5. Correlation biplot of principal component analysis (PCA) for (A) species composition and (B) functional group composition. In (A), only 6 species with highest contribution to the first and second PCA axes are shown. In (B), numbers beside arrows are functional groups (see Table 1).

サを除く前者7種は背丈が最大でも40 cm以下の小型の草本であった。後者3種はいずれも実生として存在した。

### 3. 6. 各種の被度の経年変化

1年後から2・3年後にかけて柵内で被度が増加したのは、ススキとオコトラノオであった (表3)。減少したのは、ヌカボや分枝型広葉草本のハシカグサ、ヨツバムグラやコナスビであった。柵外ではトキンソウとイグサの被度が増加した。

### 3. 7. 地上部現存量

柵内の地上部現存量は柵外の約4.4倍と大きかった (柵内平均  $680 \text{ g m}^{-2}$ , 柵外平均  $155 \text{ g m}^{-2}$ ,  $P < 0.005$ , 図6A)。現存量のうちススキが占める割合は柵内のほうが柵外より大きかった (柵内平均 37%, 柵外平均 0.4%,  $P < 0.004$ , 図6B)。木本種 (高木もしくは低木種) が占める割合も柵内が柵外より高い傾向があった ( $P < 0.07$ )。柵内の木本種の現存量のうち 97 ~ 100% は小高木のタニウツギ, マユミ *Euonymus sieboldianus*, 低木のウツギ, *Symplocos* sp., バライチゴ, ナワシロイチゴであり, 高木種は実生だったため, 現存量では微量であった。

## 4. 考察

### 4. 1. ススキ草地の回復状況

本調査地の防鹿柵内では柵設置1年後からススキが優

占する草本群落が成立し, 2年後には植被率および群落高はほぼ回復したと言える。柵設置2年後10月の群落高182 cmは, 写真 (図1A, 1B) から推測された2006年の群落高である約2mよりも多少低い, 他地域のススキ草地の草丈の範囲 (136 ~ 214 cm) (佳山, 1973) に入っていた。

また, 地上部現存量もほぼ回復したと考えられる。刈り取りを実施した10月4日は, 最大地上部現存量の測定時期としてはやや遅い可能性があるが, 最大でも約1割の過少評価と考えられる。なぜなら, 宮城県川渡のススキ草地では9月上旬に地上部現存量が最大となり, その後9月中旬では98%, 10月中旬では86%に減少し (小池・吉田, 1969), 長野県菅平のススキ草地では枯死部も含めた地上部現存量は9月に最大となり, 10月にその90 ~ 98%と減少した (Yazaki et al., 2004) ためである。今回柵内で得られた地上部現存量  $680 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$  は日本各地のススキ草地の代表的な範囲  $400 \sim 800 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$  (岩城, 1973) に入っていた。ただし宮城県金華山島における防鹿柵設置5年後のススキ草地では  $920 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$  であり (Takatsuki and Ito, 2009), 本調査地でも今後さらに増加する可能性がある。

以上より, 本調査地では柵設置2年後にはススキ草地が回復したと評価できる。このような急速な回復は, ススキの埋土種子や地下茎が存在したためと考えられる。ススキは刈り取りを毎月行った場合や, 一か月間の強度の放



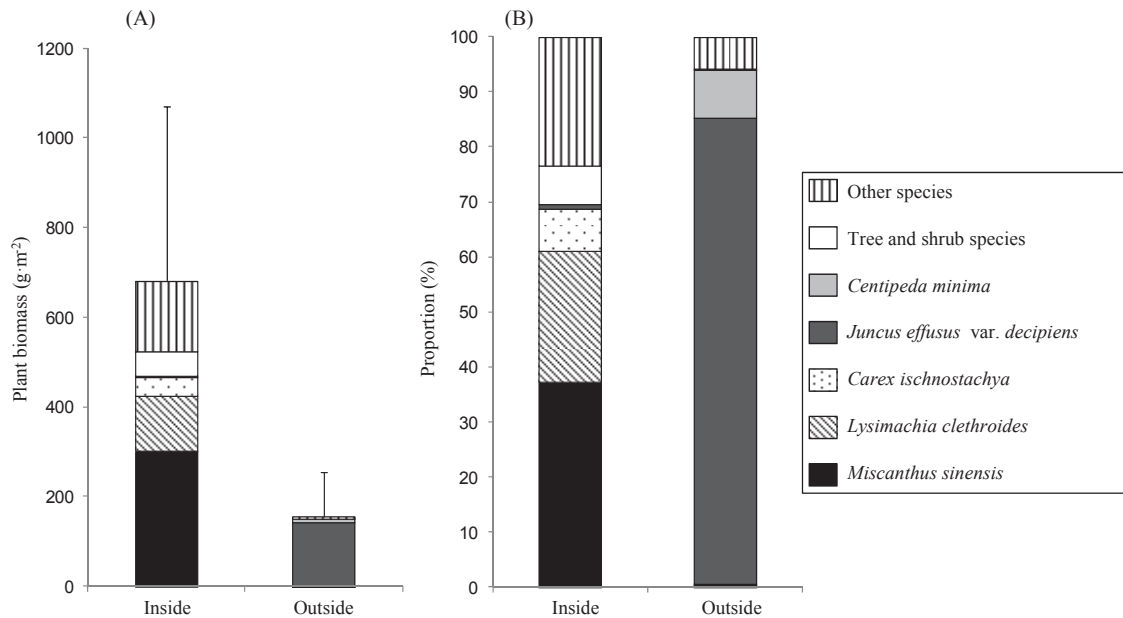


図6 防鹿柵設置2年後10月における柵内外の植物現存量。(A) 地上部現存量, (B) 各種の現存量が総現存量に占める割合 (刈り取り区間の平均値)。エラーバーは標準偏差を示す。

Fig. 6. Biomass of plants inside and outside the enclosure in October of two years after fencing. (A) Above ground biomass, (B) proportion of each species' biomass to the total biomass averaged between harvest plots. Error bar indicate standard deviation.

牧を毎年2回行なった場合でも、優占度は低下するが、数年間は群落内に残存しつづける（林, 1994; 山本ら, 1997）。このことからススキは地上部が除去されても地下茎が枯死するまでは時間がかかると考えられる。本調査地では柵設置時にはススキの生存株は見られなかったが、枯死茎をもつ株が多数見られ（図1C）、生存していた地下茎からの回復もあったと考えられる。衰退後数年以上が経ってから柵を設置した場合は、ススキの地下茎は枯死し、回復元は種子のみとなるため、ススキ草地の回復には本研究よりも長い時間がかかるであろう。さらにススキの埋土種子は短期的であるため（小柳ら, 2011）、衰退後時間が経つほど埋土種子密度も低下し、柵を設置してもススキ草原の回復が困難な場合もある。

#### 4. 2. 種多様性の回復状況

防鹿柵は設置1年後から種多様性の回復に効果があった。柵の設置は多くの種の被度を増加させ（表1, 3）、柵内は柵外に比べ出現総種数が多く、多様性指数が高かった（図4）。Kato and Okuyama (2004) によって近年減少したとされていた5種が柵内で見られるようになった。このうちススキとヨモギは、柵設置5か月後に行われた予備調査においても柵内で記録されており（附表）、柵設置当年から種多様性に柵内外で差が生じていたと考えられる。シカの採食圧が強い草地において防鹿

柵を設置した場合に植物の種多様性が高まるという結果は他の研究でも得られており、九州のアオイゴケの優占する草地では柵内で種数が多く（土井, 1989）、芦生研究林のイグサ群落では柵内で多様性指数が高くなった（合田・高柳, 2008）。ただし、防鹿柵を設置しても種多様性が高まらない場合も見られる（Nomiya et al., 2003; 石川・高柳, 2008）。

他地域のススキ群落と比較すると、本調査地の柵内で成立したススキ群落は種多様性が同程度もしくは高い。金華山島のシカの採食圧下のススキ草地では10個の1 m × 1 m 方形区で56種を記録し（Takatsuki and Ito, 2009）、栃木県のススキ草地では20個の方形区で5, 7, 9月にそれぞれ43, 58, 55種を記録した（富松ら, 2009）のに対し、本研究ではこれらの研究よりも9個と少ない方形区数にも関わらず77種を記録し、各季節の出現種数もこれらの研究と同程度であった（2009年6月: 52, 2011年6月: 53, 2009年8月: 45, 2010年8月: 47, 2009年10月: 47, 2010年10月: 58種）。また方形区の種多様性においても、関東平野のススキ草地では平均種数が8.4 ~ 29.7 種・ $\text{m}^{-2}$ 、多様性指数  $H'$  の平均値が1.53 ~ 2.53であり（小柳ら, 2007）、栃木県のススキ草原では5, 7, 9月の平均種数はそれぞれ12.7, 15.6, 14.9 種・ $\text{m}^{-2}$ であった（富松ら, 2009）のに対し、本研究の柵内の平均種数は26.0 ~ 26.2 種・ $\text{m}^{-2}$ （図4A）、 $H'$  の平均値は2.4 ~ 2.7（図4B）、各季節の平均種数は16.7

附表. 2008 年 12 月 (柵設置後 5 か月後) の予備調査において柵内外で見られた植物種リスト。

Appendix. Plant species recorded inside and outside the enclosure at a preliminary survey in December, 2008 (5 months after fencing).

Scientific name	Japanese name	Family	Outside	Inside
<i>Miscanthus sinensis</i>	Susuki	Poaceae		+
<i>Panicum bisulcatum</i>	Nukakibi	Poaceae		+
<i>Deutzia crenata</i>	Utsugi	Saxifragaceae		+
<i>Patrinia villosa</i>	Otokoesi	Valerianaceae		+
<i>Trifolium repens</i>	Sirotsunekusa	Leguminosae		+
<i>Lonicera japonica</i>	Suikazura	Caprifoliaceae		+
Labiatae sp.		Labiatae		+
<i>Clematis apiifolia</i>	Botanzuru	Ranunculaceae		+
<i>Galium trachyspermum</i>	Yotsubamugura	Rubiaceae		+
<i>Artemisia princeps</i>	Yomogi	Compositae		+
Poaceae sp1.		Poaceae		+
<i>Juncus effusus</i> var. <i>decipiens</i>	Igusa	Juncaceae	+	+
<i>Carex ischnostachya</i>	Zyuzusuge	Cyperaceae	+	+
<i>Hypericum</i> sp.		Guttiferae	+	+
<i>Oxalis corniculata</i>	Katabami	Oxalidaceae	+	+
<i>Lysimachia japonica</i>	Konasubi	Primulaceae	+	+
<i>Viola</i> sp.		Violaceae	+	+
<i>Stellaria alsine</i> var. <i>undulata</i>	Nominohusuma	Caryophyllaceae	+	+
<i>Potentilla freyniana</i>	Mitsubatsuchiguri	Rosaceae	+	+
Poaceae sp2.		Poaceae	+	+

～20.9 種・m<sup>2</sup>、各季節の  $H'$  の平均値は 2.1～2.5 と他地域と比べて同程度もしくは高い傾向にあった。また現存量からみても本調査地のススキ草原は多様性が高かった。一般的な日本のススキ草地では地上部現存量の 57～97% がススキであり (岩城, 1973), 金華山島のシカ排除柵内でも柵設置後 5 年目に 67% がススキであった (Takatsuki and Ito, 2009) のに対し, 本調査地の柵内は柵設置後 2 年目の段階で 37% がススキであった。

本研究のススキ群落の種多様性が高かった理由として, 以下の二点が考えられる。第一に, シカの採食によりススキなど競争優位種が排除され, 光などの資源の余剰が生じた後に防鹿柵を設置したため, 一時的に多様な種が見られた可能性がある (4.4 参照)。第二に, 回復元となった散布種子, 埋土種子, 地下茎や矮性化した個体の種多様性が高かったことが考えられる。本調査地は植物の種多様性が高い地域であること (Kato and Okuyama, 2004), 森林に囲まれ高木種の種子供給源が近いこと, 観光利用者が多いため雑草種も侵入している (小西ら, 2009) ことにより, ススキ群落の衰退以前から種多様性が高かった可能性がある。またススキ群落の衰退後早期に柵を設置したため, 多様な種から構成される回復元が残存していた可能性もある。

#### 4. 3. 回復過程

柵外では背丈の低い分枝型一年生広葉草本の相対的被度が高く (図 5B), 柵内に比べ被度が高かった種の多く

は背丈の低い叢生型・分枝型・ロゼット型・ツル型の種であった (表 1)。一方, 柵内では様々な機能群の種の被度が柵外に比べ高く (表 1, 3), 特に背丈の高い直立型多年生広葉草本の相対的被度が高く (図 5B) 出現種数も多かった (表 1)。こうした柵内外の機能群の違いは柵設置後の時間経過とともに明瞭になった (図 5B)。この結果は 197 の既存研究をメタ解析した結果 (Diaz et al., 2007) や金華山島のシバ群落に防鹿柵を設置した研究 (Ito, 2000) と一致している。一年生植物は多年生植物よりも被食される期間が短く (Noy-Meir et al., 1989), 被食などの攪乱に依存した種であり (Grime, 1977), 攪乱からの回復が早い (Spasojevic et al., 2010) と考えられている。また, 背丈の高い種は背丈の低い種より大型植食者に食べられやすいため採食圧下では減少しやすい (Noy-Meir et al., 1989; Evju et al., 2009)。採食がなくなると様々な種が回復し, 特に背丈が高い種は背丈の低い種を被陰し競争的優位になり優占度が高くなった (Werger et al., 2002) と考えられる。

柵内外では機能群組成 (図 5B) よりも種組成 (図 5A) において明瞭な違いが見られ, 同一機能群内でも種によって反応が異なる場合があった。これは同一機能群内の植物種間でシカの嗜好性, 被食への耐性, 回復力, 耐陰性に差があるためと考えられる。イグサとススキはともに叢生型多年生イネ科型草本であるが, ススキはシカの嗜好性が低くなく (高槻, 1989), イグサは不嗜好性植物であるため (Nomiya et al., 2003; 合田・高柳,

2008), 柵外ではススキが減少しイグサが増加したと考えられる。一方, イグサはススキに比べ背丈が低く, 柵内ではススキやオカトラノオなどの背丈の高い草本に被陰され, 被度が低かったと考えられる。また, ミツバツチグリとコナスビはともに分枝型多年生広葉草本で, 柵設置1年後に柵内で同程度の被度まで増加したが, 2・3年後には前者は増加し後者は見られなくなった(表3)。これは二種間の耐陰性の違いによるものと考えられる。シカの嗜好性, 被食への耐性, 回復力, 耐陰性を左右する植物形質を明らかにし, 本研究で考慮した機能形質に加えることで, シカの採食や防鹿柵設置に対する植物の反応を予測できるかもしれない(Evju et al., 2009)。

#### 4. 4. 今後の変化

柵設置1～3年後の間に柵内外ともに種多様性や機能群の多様性が低下していたが(図4B, 4E), そのメカニズムは異なると考えられる。柵内では背丈の高いオカトラノオやススキの被度が増加し(表3), 群落高も高くなっていた(図3B)。一方, 一部の背丈の低い分枝型広葉草本種や叢生型イネ科型草本種の被度が減少した(表3)。これらのことから柵内では背丈の高い種によって背丈の低い種は被陰され, 一部の種では光獲得効率が低下し(Werger et al., 2002), 被度の低下や競争排除が生じ, 種多様性が低下したと考えられる。今後はススキやオカトラノオなどの背丈の高い草本や小高木・低木種により, 背丈が低く耐陰性が低い種の競争排除がさらに進み, 種や機能群の多様性が低下すると予想される。

柵外では植被率は上昇したものの, 背丈が低く被食を回避できるトキンソウや被食されにくいイグサの優占度が増加し(表3), 均等度が低下し(図4C, 4F), 種や機能群の組成の単純化(Rooney and Waller, 2003)が進行していた。また, 高木種が見られたがいずれも背丈が10 cm以下の実生であり, 成長すると被食されるため定着は困難と考えられる。今後もシカの採食圧が高い状況が続けば, 現在, 柵外で見られている背丈の低い分枝型広葉草本も減少し, さらに群集の単純化が進行する可能性がある。また, 本研究で見られた柵内外の現存量や種・機能群の多様性の違いは, リターの供給量や質の違いをもたらし, 栄養塩循環にも影響を与え, さらに植物群集へフィードバックするかもしれない(Bardgett and Wardle, 2003)。

日本では火入れ, 刈り取りや放牧などの攪乱がない場合, ススキ草地は森林に遷移する(岩城, 1973)と言われている。本調査地にススキ群落が成立していたのは, 中程度のシカの採食圧があったためかもしれない。被食がある場合に図1Aのような株状のススキ群落が成立す

る(伊藤, 1973)と言われている。またススキはシカの採食に対する耐性があるため, 金華山島では中程度の採食圧があると, 森林への遷移が阻害されススキ群落が保たれる(Takatsuki and Ito, 2009)。したがって防鹿柵によって採食圧を排除し続けると, 本調査地のススキ群落もやがて森林へ遷移すると予想される。ただし, 森林への遷移には時間がかかるだろう。金華山島において強度のシカの採食圧を受けたシバ群落に防鹿柵を設置した場合, 柵設置5年後では被度・現存量ともにススキが優占し(Ito, 2000), 10年後にイヌシデやクロマツなどの林分が成立した(Takatsuki, 2009)。川渡では刈り取り後25年間放置してもススキが優占した(坂上, 2001)。また阿蘇のススキ群落では, 火入れ放棄後30年経過してもススキが総現存量の30%を占め, 木本種は総現存量の50%しか占めなかった(山本ら, 2002)。本調査地でも柵内での高木種の被度および現存量は小さかったため, 森林への遷移には長期間を要し, しばらくはススキを主として高茎草本や小高木・低木種が混在するススキ群落が続くと予想される。

#### 5. 謝辞

防鹿柵の設置に関し高柳敦氏と京都大学芦生研究林にご協力いただいた。現地調査には岩井有加さん, 本田美里さん, 西岡容広氏に, 植物の種同定に関して梅原徹氏にご協力いただいた。本研究は「森里海連環学による地域循環木文化社会創出事業(木文化プロジェクト)」(文部科学省特別教育研究経費)の助成を受けた。

#### 引用文献

- 1) Allan, E., Weisser, W., Weigelt, A., Roscher, C., Fischer, M. and Hillebrand, H. (2011) More diverse plant communities have higher functioning over time due to turnover in complementary dominant species. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 108: 17034-17039.
- 2) 安藤信・登尾久嗣・窪田順平・川那辺三郎(1989) 芦生演習林の気象観測資料の解析(1) - 事務所構内と長治谷の観測所の比較解析を中心に - . 京大演報 61: 25-45.
- 3) 浅野貞夫(2005) 浅野貞夫 日本植物生態図鑑. 635 pp, 全国農村教育協会, 東京.
- 4) 浅野貞夫・桑原義晴編(1990) 日本山野草・樹木生態図鑑 シダ類・裸子植物・被子植物(離弁花)編. 664 pp, 全国農村教育協会, 東京.
- 5) Bardgett, R. D. and Wardle, D. A. (2003) Herbivore-mediated linkages between aboveground and belowground communities. *Ecology* 84: 2258-2268.
- 7) Cornelissen, J. H. C., Lavorel, S., Garnier, E., Díaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D. E., Reich, P. B., ter Steege, H.,



- Morgan, H. D., van der Heijden, M. G. A., Pausas, J. G. and Poorter, H. (2003) A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Aust. J. Bot.* 51: 335-380.
- 8) Diaz, S., Noy-Meir, I. and Cabido, M. (2001) Can grazing response of herbaceous plants be predicted from simple vegetative traits? *J. App. Ecol.* 38: 497-508.
  - 9) Diaz, S., Lavorel, S., McIntyre, S., Falczuk, V., Casanoves, F., Milchunas, D. G., Skarpe, C., Rusch, G., Sternberg, M., Noy-Meir, I., Landsberg, J., Zhang, W., Clark, H. and Campbell, B. D. (2007) Plant trait responses to grazing - a global synthesis. *Glob. Change Biol.* 13: 313-341.
  - 10) 土井昭夫 (1989) ニホンジカのハビタットとその利用. 哺乳類科学 29: 75-88.
  - 11) Evju, M., Austrheim, G., Halvorsen, R. and Myrnes, A. (2009) Grazing responses in herbs in relation to herbivore selectivity and plant traits in an alpine ecosystem. *Oecologia* 161: 77-85.
  - 12) Fukami, T., Martijn Bezemer, T., Mortimer, S. R. and van der Putten, W. H. (2005) Species divergence and trait convergence in experimental plant community assembly. *Ecol. Lett.* 8: 1283-1290.
  - 13) 合田 裕・高柳 敦 (2008) シカの利用頻度が草本群落に及ぼす影響. 森林研究 77: 35-41.
  - 14) Grime, J. P. (1977) Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *Am. Nat.* 111: 1169-1194.
  - 15) 林一六 (1994) ススキ草原の実験群落学: 地上部刈り取り回数に応じた種類組成の変化. 日生誌 44: 161-170.
  - 16) 石川麻代・高柳 敦 (2008) 異なる光環境下における草本群落に対する防鹿柵の影響. 森林研究 77: 25-34.
  - 17) 伊藤秀三 (1973) 草地植生の構造と機能 群落構造. (草地の生態学. 嶋田 饒・川鍋祐夫・佳山良正・伊藤秀三, 287 pp, 築地書館, 東京). 49-74.
  - 18) Ito, T. (2000) A study on the short-grass community maintained by grazing of the sika deer on Kinkazan Island. PhD thesis, 40 pp, Graduate School of Science, Tohoku University, Sendai.
  - 19) 岩城英夫 (1973) 陸上植物群落の物質生産Ⅱ草原. 91 pp, 共立出版, 東京.
  - 20) 岩槻邦男編 (1992) 日本の野生植物 シダ. 311 pp, 平凡社, 東京.
  - 21) Kato, M. and Okuyama, Y. (2004) Changes in the biodiversity of a deciduous forest ecosystem caused by an increase in the Sika deer population at Ashiu, Japan. *Contr. Biol. Lab. Kyoto Univ.* 29: 437-448.
  - 22) 佳山良正 (1973) 草地の主要構成種の生態 ススキ. (草地の生態学. 嶋田 饒・川鍋祐夫・佳山良正・伊藤秀三, 287 pp, 築地書館, 東京). 156-172.
  - 23) 佳山良正・川鍋祐夫 (1973) 草地植生の生産量 草地の生産量. (草地の生態学. 嶋田 饒・川鍋祐夫・佳山良正・伊藤秀三, 287 pp, 築地書館, 東京). 214-240.
  - 24) 小池一正・吉田重治 (1969) IBP-Sub area におけるススキ群落の地上部現存量の季節変化. (草地生態系の生産と保護に関する研究 (1968年度). 沼田真編), 19-31 [佳山・川鍋 (1973) p. 223 より引用]
  - 25) 小西真衣・伊藤操子・伊藤幹二 (2009) 森林内の通行かく乱地における雑草発生の様相: 芦生研究林を例として. 保全生態学研究 14: 45-54.
  - 26) 小柳知代・楠本良延・山本勝利・大黒俊哉・井手任・武内和彦 (2007) 関東地方平野部におけるススキを主体とした二次草地の過去と現在の種組成の比較. ランドスケープ研究 70: 439-444.
  - 27) 小柳知代・楠本良延・山本勝利・大久保悟・北川淑子・武内和彦 (2011) 管理放棄後樹林化したススキ型草地における埋土種子による草原植物の回復可能性. 保全生態学研究 16: 85-97.
  - 28) Kumar, S., Takeda, A. and Shibata, E. (2006) Effects of 13-year fencing on browsing by sika deer on seedlings on Mt. Ohdaigahara, central Japan. *J. For. Res.* 11: 337-342.
  - 29) 京都府企画環境部環境企画課 (2002) 京都府レッドデータブック (上巻) 野生生物編. 935pp, 東京.
  - 30) Legendre, P. and Gallagher, E. (2001) Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia* 129: 271-280.
  - 31) Nomiya, H., Suzuki, W., Kanazashi, T., Shibata, M., Tanaka, H. and Nakashizuka, T. (2003) The response of forest floor vegetation and tree regeneration to deer exclusion and disturbance in a riparian deciduous forest, central Japan. *Plant Ecol.* 164: 263-276.
  - 32) Noy-Meir, I., Gutman, M. and Kaplan, Y. (1989) Responses of Mediterranean grassland plants to grazing and protection. *J. Ecol.* 77: 290-310.
  - 33) 沼田真・吉沢長人編 (1975) 新版 日本原色雑草図鑑. 414 pp, 全国農村教育協会, 東京.
  - 34) R Development Core Team (2010) R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna (<http://www.R-project.org>).
  - 35) Rooney, T. P. and Waller, D. M. (2003) Direct and indirect effects of white-tailed deer in forest ecosystems. *For. Ecol. Manag.* 181: 165-176.
  - 36) 坂上清一 (2001) ススキ草地植生の長期的傾向: 20年間の野外観測 (<特集> 草原における長期研究の取り組み). 日草誌 47: 430-435.
  - 37) 佐竹義輔・原寛・亘理俊次・富成忠夫編 (1999a) 日本の野生植物 木本Ⅰ 新装版. 321 pp, 平凡社, 東京.
  - 38) 佐竹義輔・原寛・亘理俊次・富成忠夫編 (1999b) 日本の野生植物 木本Ⅱ 新装版. 305 pp, 平凡社, 東京.
  - 39) 佐竹義輔・大井次三郎・北村四郎・亘理俊次・富成忠夫編 (1981) 日本の野生植物 草本Ⅲ 合弁花類. 259 pp, 平凡社, 東京.
  - 40) 佐竹義輔・大井次三郎・北村四郎・亘理俊次・富成忠夫編 (1982a) 日本の野生植物 草本Ⅰ 単子葉類. 305 pp, 平凡社, 東京.
  - 41) 佐竹義輔・大井次三郎・北村四郎・亘理俊次・富成忠夫編 (1982b) 日本の野生植物 草本Ⅱ 離弁花類. 318 pp, 平凡社, 東京.
  - 42) 小路敦 (2003) 野草地保全に向けた景観生態学的取り組み (<特集> 草地と景観生態学). 日草誌 48: 557-563.
  - 43) 植生学会企画委員会 (2011) ニホンジカによる日本の植生への影響 シカ影響アンケート調査 (2009~2010) 結果. 植生情報 15: 9-30.

- 44) Spasojevic, M. J., Aicher, R. J., Koch, G. R., Marquardt, E. S., Mirotnick, N., Troxler, T. G. and Collins, S. L. (2010) Fire and grazing in a mesic tallgrass prairie: impacts on plant species and functional traits. *Ecology* 91: 1651-1659.
- 45) 須田知樹・小金澤正昭 (2002) 森林生態系の多様性から考えるニホンジカの適正個体群密度. *環境研究* 126: 43-49.
- 46) 高槻成紀 (1989) 植物および群落に及ぼすシカの影響. *日生誌* 39: 67-80.
- 47) Takatsuki, S. (2009) Effects of sika deer on vegetation in Japan: A review. *Biol. Conserv.* 142: 1922-1929.
- 48) Takatsuki, S. and Ito, Y. T. (2009) Plants and plant communities on Kinkazan Island, Northern Japan, in relation to sika deer herbivory. In *Sika deer: biology and management of native and introduced populations*. McCullough, D. R., Takatsuki, S. and Kaji, K. (eds.), 666 pp, Springer, Tokyo, 125-143.
- 49) 富松元・板野志郎・堤道生・中村徹・前田聡子 (2009) ススキ (*Miscanthus sinensis* Anderss.) 優占草地とシバ (*Zoysia japonica* Steud.) 優占草地の植物種組成に関する統計量の季節変化. *日草誌* 55: 48-53.
- 50) Werger, M. J. A., Hirose, T., During, H. J., Heil, G. W., Hikosaka, K., Ito, T., Nachinshonhor, U. G., Nagamatsu, D., Shibasaki, K., Takatsuki, S., van Rheenen, J. W. and Anten, N. P. R. (2002) Light partitioning among species and species replacement in early successional grasslands. *J. Veg. Sci.* 13: 615-626.
- 51) 山本嘉人・斎藤吉満・桐田博充 (1997) 放牧によるススキ型草地の主要植物種の拡張積算優占度の変化率. *日草誌* 42: 315-323.
- 52) 山本嘉人・進藤和政・萩野耕司・平野清・中西雄二 (2002) 火入れ放棄にともなう阿蘇地域の半自然草地の植生推移. *日草誌* 48: 24-25.
- 53) Yazaki, Y., Mariko, S. and Koizumi, H. (2004) Carbon dynamics and budget in a *Miscanthus sinensis* grassland in Japan. *Ecol. Res.* 19: 511-520.

(2012 年 2 月 12 日受理)